Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität.

XV. Über Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen-Laubblätter.

Von **Adolf Stöhr.**

(Mit 1 Tafel.)

I.

Die Blattepidermis der Land-Phanerogamen entbehrt nach der herrschenden Ansicht, mit wenigen Ausnahmen, des Chlorophylls. — Neue Auffindungen, welche dieser Annahme widersprechen.

Treviranus war der Erste, welcher die Existenz einer Epidermis als eigener Zelllage durch Blattquerschnitte ausser Zweifel setzte. [1] Erst nachdem für die zellige Zusammensetzung der Oberhaut der Beweis erbracht worden war, konnte man sich mit Erfolg dem Studium des Zellinhaltes zuwenden. Von Treviranus nun rührt auch der Satz her [2], dass das Chlorophyll der Epidermis von Land-Phanerogamen fehle, während es der Epidermis submerser Phanerogamen zukomme.

Die Autorität des Treviranus macht sich bis auf die heutige Zeit geltend. Ihr folgen, um nur Einige zu nennen, A. P.

---

[1] Verm. Schriften IV, pag. 10. Physiologie der Gewächse 1835. §. 263. „Die Oberhaut eine Zelllage."

[2] Verm. Schriften 1821, IV, pag. 76. Physiologie der Gewächse. I. pag. 543.

de Candolle,[1] Dippel,[2] Sachs,[3] de Bary,[4] Duchartre,[5] G. A. Weiss,[6] Hartig,[7] welche auch den Mangel von Chlorophyll in den Oberhautzellen in einen gewissen Gegensatz zu dem beständigen Chlorophyllgehalte der Spaltöffnungszellen bringen. Das in vereinzelten Fällen beobachtete Auftreten von Chlorophyll in den Oberhautzellen wird somit als Ausnahme von jener allgemeinen Regel aufgefasst, nur de Bary gesteht eine etwas grössere Verbreitung des Chlorophylls in der Epidermis der Landphanerogamen zu.

---

[1] „Im Allgemeinen fehlt das Farbmehl derjenigen Zellenschicht, welche das Häutchen bildet, sowie auch den Zellen, welche die Haare bilden.“ Pflanzenphysiologie. Übersetzung von J. Röper. 1853. pag. 353. Seite des Originals 370.

[2] „Nur in einzelnen Fällen findet man auch andere Stoffe“ (d. i. im Inhalte der Oberhautzellen), „so in den Oberhautzellen junger Zweige von *Ephedra* Chlorophyll und Stärke“. Das Mikroskop 1869. II. Theil p. 170.

[3] „Gewöhnlich ist an Stammtheilen und Blattgebilden die Epidermis frei von Chlorophyll, Stärke, überhaupt körnigem Inhalt, bei den Farnen und den genannten Wasserpflanzen“ (Hydrilleen, *Ceratophyllum*), „wohl auch in anderen Fällen, enthalten aber auch die Epidermiszellen Chlorophyllkörner.“ Lehrb. d. Bot. 4. Aufl. 1874, pag. 99.

[4] „Chlorophyll und Amylum fehlen den Epidermiszellen in den meisten Fällen, wohl ausnahmslos den sehr derbwandigen von Luft umgebenen, bei Landpflanzen auch vielen zartwandigen gleichen Vorkommens. Bei anderen nicht wenigen Landpflanzen liegen dagegen im Protoplasma mehr oder weniger zahlreiche Chlorophyllkörner, eventuell mit Amylumeinschlüssen.“ (Es werden die Farne und mehrere Arten von Land-Phanerogamen aufgeführt.) Vergl. Anat. der Veg. Organe. 1877, pag. 70.

[5] „Les cellules épidermiques sont remarquables par l'absence, à leur intérieur, de toute matière solide ou granuleuse; par conséquent aussi des grains de chlorophylle, sur les feuilles et les autres organes verts.“ Eléments de botanique 1877. 2. éd. p. 131. — „L'épiderme, qui recouvre les deux faces du limbe est généralement une couche unique de cellules aplaties en table et vides de tout corps solide.“ l. c. p. 428.

[6] „Die Zellen, aus denen sich die Oberhaut der höheren Gewächse zusammensetzt, sind in der Regel tafelförmige, nur Wasser oder gefärbte Säfte, in seltenen Fällen aber auch Chlorophyll (Farne, *Ephedra*, von Phanerogamen besonders Wasserpflanzen) führende Elemente.“ Allgemeine Botanik 1878. I. Band, pag. 329, 330.

[7] „Weit verbreitet ist das Grünmehl im parenchymatischen Zellgewebe aller dem Lichte zugänglichen Pflanzentheile; die grüne Farbe derselben stammt immer und überall von ihm her.“ Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen 1878, pag. 101.

Über das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis fehlt es in der Literatur keineswegs an Mittheilungen. So wurden, um vorerst von den tafelförmigen, allseits aneinanderschliessenden Epidermiszellen und den Basalzellen der Haare zu sprechen, von Meyen[1] Chlorophyllkörner in regelmässiger Kreisstellung in den Epidermiszellen von *Cactus pendulus* beobachtet. H. v. Mohl[2] bemerkt: „Solche (nur mit einem Amylumkorne versehene) Chlorophyllkörner, welche sich deutlich durch Jod blau färben, kommen in den Porenzellen der Epidermis aller Pflanzen, welche ich bisher in dieser Beziehung untersuchte, vor; ferner in der Epidermis des Blattes von *Calla aethiopica.*" Sanio[3] fand Chlorophyll in den Oberhautzellen des Stengels von *Staphylea pinnata* und *Listera ovata.* Weiss beschrieb das Auftreten von Chlorophyllkörnern in den Basalzellen der Haare von *Lychnis flos Jovis*[4] im Haarhügel von *Marrubium hispanicum,*[5] von formlosem Chlorophyll in den Basalzellen der Haare von *Hieracium Pilosella.*[6] Die Epidermis der Blattoberseite von *Oxalis carnosa* Mol.[7] besteht nach ihm „aus sehr grossen, dünnwandigen Zellen, mit farblosem Zellsafte erfüllt, mit vereinzelten Chlorophyllkörnern". Jene der Blattunterseite „enthält einen sauer reagirenden Zellsaft, vereinzelte, kleine Chlorophyllkörner", welche sich mit Jodlösung rostroth färben. Ebenso sind die Basalzellen der Haare an jungen Stengeln und Blättern von *Origanum Majorana*[8] chlorophyllhältig. Dippel[9] erwähnt zuerst das Auftreten von Stärke und Chlorophyll in der Epidermis von *Ephedra.* Wiesner[10] fand auch in der Epidermis von *Neottia nidus avis* braune Farbstoffkörperchen, deren

---

[1] Neues System der Pflanzenphysiologie 1837, 1. Band, pag. 203.

[2] Verm. Schriften 1845, pag. 356.

[3] Bot. Zeit. 1864, pag. 196 ff.

[4] „Die Pflanzenhaare" in Karsten bot. Untersuchungen 1867, I. Bd., pag. 503.

[5] Ebendort, pag. 537.

[6] Ebendort, pag. 545 ff.

[7] Ebendort, pag. 559, 560.

[8] Ebendort, pag. 585.

[9] Mikrosp. 1869, II. Theil, pag. 170.

[10] Untersuchungen über die Farbstoffe einiger für chlorophyllfrei gehaltener Phanerogamen. Jahrb. für wiss. Bot. VIII. Band 1872, pag. 576, 579. Taf. 39, Fig. 1, 2, 3.

Ausbildung massenhaftes Auftreten von Stärkekörnern vorausgeht und welche die Farbe des in ihnen enthaltenen Chlorophylls bei Behandlung mit Weingeist, Äther oder Benzol erkennen lassen. A. de Bary[1] fand im wandständigen Protoplasma der Epidermis mehr oder minder zahlreiche Chlorophyllkörner eventuell mit Amylumeinschlüssen — vorwiegend im Laube zarter Blättergewächse, welche beschattete Orte bewohnen, — wie *Impatiens nolitangere, Melampyrum sylvaticum, Galeopsis Tetrahit — Epilobium roseum.* — Andrerseits kommt die gleiche Erscheinung aber auch bei Bewohnern sonniger Orte vor, wie *Mercurialis annua. Lamium purpureum, Caltha palustris.*[2] Es erübrigt nun noch von den Haarzellen zu sprechen. Abgesehen von einer Notiz Röper's[3] über das Vorkommen von Chlorophyll in den Haaren von *Cucurbita Pepo* beruht die Kenntniss von der Verbreitung des Chlorophylls in den Haaren auf dem umfassenden Werke von G. A. Weiss „Die Pflanzenhaare."[4] Von 163 untersuchten Arten zeigten 34 Chlorophyllgehalt der Haare.

Da es gelang, auch bei anderen als den oben angeführten Arten in der Blattepidermis Chlorophyll nachzuweisen, so wurde im Laufe des Jahres 1878 eine grössere Anzahl von Land-Phanerogamen ohne besondere Auswahl von Familie oder Standort auf das Vorkommen von Chlorophyll in der Blattepidermis geprüft, um über die Verbreitung desselben in den tafelförmigen Zellen der Oberhaut eine nähere Kenntniss zu gewinnen.

Bei der Untersuchung des Inhaltes der Epidermiszellen wurden Querschnitte von Blattspreite, Blattstiel und Stengel angewendet. Da aber in Folge des Schnittes Chlorophyllkörnchen aus dem Blattparenchym in das Zelllumen der Epidermis gelangen konnten, wurden auch die unverletzten Zellen in der Flächenansicht beobachtet. Da aber auch hier noch Chlorophyllkörner,

---

[1] Vergl. Anat. der Veg. Org. 1877, p. 70.

[2] G. A. Weiss bildet in seiner „Allgemeinen Botanik" 1878. II. Bd., pag. 386, Fig. *A* und *B*, Körnchen in den Epidermiszellen von *Pisum sativum* und *Rubia tinctorum* ab; dieselben dürften entweder als Chlorophyllkörner oder als Degenerationsproducte derselben gedeutet werden. Leider besagt die betreffende Figurenerklärung darüber nichts weiter.

[3] In seiner Übersetzung von A. P. de Candolle's Pflanzenphysiologie 1833, pag. 353.

[4] L. c.

die der Aussenseite der Zellmembranen anlagen, oder aber körnige, unter dem Mikroskope grünlich erscheinende Vorsprungsbildungen der Zellmembranen zu Täuschungen Anlass geben konnten, so wurde der Zellinhalt durch Salzsäure zur Contraction gebracht.

Die Anwendung von Salzsäure erwies sich deshalb als zweckmässig, weil die Farbe des dabei gebildeten sogenannten Säure-Chlorophylls von der des Chlorophylls unter dem Mikroskope nicht sehr verschieden erscheint und dadurch die Chlorophyllkörner in der contrahirten Masse leicht wiederfinden lässt. Gehörten die Chlorophyllkörner wirklich dem Zellinhalte an, so mussten sie von dem sich contrahirenden Protoplasma mitgezogen werden. Der Membran äusserlich anliegende Chlorophyllkörner oder aber körnige Vorsprungsbildungen konnten dagegen von der Contraction des Protoplasma nicht beeinflusst werden.

Das Resultat dieser Untersuchung soll nun in Folgendem niedergelegt werden. Hiebei werden Arten, bei denen der Chlorophyllgehalt der Epidermis durch verschiedene Autoren bekannt geworden ist, und welche in Kurzem oben angeführt worden sind, nicht mit aufgezählt.[1]

Chlorophyllhältige Epidermiszellen finden sich bei folgenden Arten:

Name der Species	Nähere Bezeichnung des anatomischen Ortes, an welchem sich d. Chlorophyll befindet.	Zeit der Untersuch.[2]	Beleuchtungsverhältnisse des Standortes
	Gymnospermen:		
Dammara robusta Mr.	Nur in jungen Blättern an der Unterseite. Meist formlos, selten körnig.	24. 6.	Halbschatten.
Salisburya adiantifolia	Körner in d. Blattunterseite.	8. 6.	Directes Sonnenlicht.

[1] Bei *Epilobium roseum, Lamium purpureum, Caltha palustris,* welche gleichfalls untersucht wurden, bestätigten sich die Angaben de Bary's in vollem Masse.

[2] Die Jahreszeit ist nicht ohne Einfluss auf den Chlorophyllgehalt der Epidermis, wie sich an *Bellis perennis* und *Viburnum Lantana* besonders deutlich erkennen lässt. In dieser Rubrik bezeichnet die erste Ziffer den Tag, die zweite den Monat, in welchem die Untersuchung stattfand.

Name der Species	Nähere Bezeichnung des anatomischen Ortes, an welchem sich d. Chlorophyll befindet.	Zeit der Untersuch.	Beleuchtungsverhältnisse des Standortes
	Monocotyledonen.		
	Dicotyledonen.		
	Urticaceen:		
Urtica dioica	Körner in d. Blattunterseite.	20. 4.	Dir. Sonnenl.
	Moreen:		
Maclura aurantiaca	In d. Unterseite sehr junger Blätter distincte Körner u. formlos ergrüntes Protoplasma; d. Chlorophyll wird ungemein rasch zerstört.	7. 6.	„ „
	Ranunculaceen:		
Anemone ranunculoides	Körner in d. Blattunterseite.	9. 4.	Schatten.
„ *nemorosa*	„ „	9. 4.	„
„ *Pulsatilla*	„ in d. beid. Blattseit.	6. 5.	„
Hepatica triloba	„ in d. Blattunterseite.	10. 4.	„
Ranunculus Ficaria	„ „	8. 4.	Dir. Sonnenl.
Nigella damascena	„ „	20. 4.	„ „
Aconitum Napellus	„ „	12. 4.	„ „
Adonis vernalis	An der Blattunterseite in d. meisten Zellen sehr kleine zahlreiche Körnchen, viele Zellen ohne Chlorophyll.	6. 5.	„ „
Paeonia officinalis	Körnch. i. d. Blattunterseite.	11. 4.	„ „
	Berberideen:		
Berberis vulgaris	Körnch. i. d. Blattunterseite.	6. 5.	„ „
	Papaveraceen:		
Chelidonium majus	Körnch. i. d. Blattunterseite.	16. 4.	Schatten.
	Fumariaceen:		
Dielytra spectabilis	Spärliche Chlorophyllkörn. i. wenigen Zellen d. Blattunterseite.	28. 4.	Dir. Sonnenl.

Name der Species	Nähere Bezeichnung des anatomischen Ortes, an welchem sich d. Chlorophyll befindet.	Zeit der Untersuch.	Beleuchtungsverhältnisse des Standortes
	Cruciferen:		
Arabis Turrita	Körner in d. Blattunterseite.	28. 4.	Dir. Sonnenl.
Cardamine pratensis	„ „ „	22. 4.	„ „
Dentaria enneaphyllos	„ „ „	6. 5.	Schatten.
Hesperis matronalis	Körner in d. Blattunterseite; dieselben entstehen in nahezu erwachsen. Blättern.	12. 4.	Dir. Sonnenl.
Thlaspi alliaceum	Körner in d. Blattunterseite.	20. 4.	„ „
„ *perfoliatum*	„ „ „	22. 4.	„ „
Lepidium Draba	Körner in d. Blattunterseite; einschliesslich derjenigen der Spaltöffnungszellen eben merklich grün.	6. 5.	„ „
	Boragineen:		
Pulmonaria officinalis	Körner in d. Blattunterseite.	10. 4.	Schatten.
Myosotis silvatica (cult)	Viele und intensiv tingirte Körner an beiden Blattseiten.	18. 4.	Dir. Sonnenl.
„ „ (desselben Standortes)	Spärliche Körner i. d. Blattunterseite allein.	23. 4.	„ „
Cerinthe minor	Körner in d. Blattunterseite.	6. 5.	Halbschatten.
Symphytum tuberosum	„ „ „	23. 4.	Dir. Sonnenl.
Cynoglossum officinale	Sehr spärliche Körner in d. Blattunterseite.	7. 5.	„ „
Echium vulgare	Stark verblasste Körner in der Blattunterseite.	15. 6.	„ „
	Solanaceen:		
Lycium barbarum	Körner in d. Blattunterseite.	23. 4.	„ „
Solan. Pseudocapsicum	Körner in d. Blattunterseite und Stiel, sowie Stengel.	Zu allen Jahreszeiten.	Halbschatten.
	Scrophularieen:		
Veronica agrestis Fr.	Körner in d. Blattunterseite.	18. 4.	Dir. Sonnenl.
	Globularieen:		
Globularia cordifolia	Körner in d. Blattunterseite.	6. 5.	„ „

Name der Species	Nähere Bezeichnung des anatomischen Ortes, an welchem sich d. Chlorophyll befindet.	Zeit der Untersuch.	Beleuchtungsverhältnisse des Standortes
	Plantagineen:		
Plantago major	Körner in d. Blattunterseite.	20. 4.	Schatten.
	Labiaten:		
Glechoma hederacea	Körner in d. Blattunterseite. Mitunter fehlt das Chlorophyll d. ganz. Epidermis.	22. 4.	Dir. Sonnenl.
	Apocyneen:		
Vinca minor	Körner in d. Blattunterseite.	8. 4. 22. 4.	Schatten. „
	Rubiaceen:		
Galium Cruciata	Körner in d. Blattunterseite.	6. 5.	Dir. Sonnenl.
	Caprifoliaceen:		
Sambucus nigra	Körner in d. Blattunterseite; Blätter desselben Baumes zeigten am 8. 4. noch keinen Chlorophyllgehalt.	22. 4.	Schatten.
Viburnum Lantana	Im Spätherbste an d. Blattunterseite blasse Körner, sonst chlorophyllfreie Oberhaut.	6. 5. 6. 10.	„ „
	Compositen:		
Petasites officinalis	Körner in d. Blattunterseite.	19. 5.	Dir. Sonnenl.
Tussilago Farfara	Körner in der Unterseite d. Blüthenstengelschuppen.	10. 4.	Halbschatten.
Bellis perennis	Körner in d. Blattunterseite an sonnigen Standorten 20. 4. Körner an beiden Blattseiten an denselben Standorten am 4. 10.		
Anthemis nobilis (cult.)	Körner in d. Blattunterseite.	12. 4.	Dir. Sonnenl.
Chrysanthemum Leucanthemum	Körner in beiden Blattseiten.	1. 6.	„ „
Senecio vulgaris	„ „ „	18. 4.	„ „

Name der Species	Nähere Bezeichnung des anatomischen Ortes, an welchem sich d. Chlorophyll befindet.	Zeit der Untersuch.	Beleuchtungsverhältnisse des Standortes
Calendula officinalis	Körner in d. Blattunterseite.	22. 4.	Dir. Sonnenl.
Lappa major	Körner in beiden Blattseiten.	20. 4.	Schatten.
Carlina acaulis	Körner in beiden Blattseiten eines jungen Exemplares.	16. 4.	„
Tragopogon orientalis	Körner in beiden Blattseiten.	19. 5.	Dir. Sonnenl.
Taraxacum officinale Wigg.	Körner in d. Blattunterseite. In d. Oberseite bald viele, bald spärliche, bald keine Körner.	20. 4.	„ „
Sonchus oleraceus	Körner in beiden Blattseiten.	18. 4.	„ „
	Primulaceen:		
Primula acaulis	Körner in d. Blattunterseite.	10. 4.	Schatten.
„ *elatior*	„ „ „	11. 4.	Dir. Sonnenl.
		22. 4.	
„ *officinalis*	„ „ „	23. 4.	„ „
„ *Auricula*	Sehr kleine und spärliche Körnchen in der Blattunterseite.	11. 4.	„ „
	Violaceen:		
Viola odorata	Körner in d. Blattunterseite.	8. 4.	„ „
	„ „ „		
„ *silvatica*	In den entrollten Blättern schwindet d. Chlorophyll.	9. 4.	Schatten.
	Hypericineen:		
Hypericum perforatum	Körner in d. Blattunterseite.	1. 6.	Dir. Sonnenl.
	Ternstroemiaceen:		
Camellia japonica	Körner in d. Blattunterseite.	24. 6.	Halbschatten.
	Acerineen:		
Acer tataricum	Körner in d. Blattunterseite.	8. 6.	Dir. Sonnenl.
	Hippocastaneen:		
Aescul. Hippocastanum	Körner in d. Blattunterseite.	25. 6.	Schatten.

Name der Species	Nähere Bezeichnung des anatomischen Ortes, an welchem sich d. Chlorophyll befindet.	Zeit der Untersuch.	Beleuchtungsverhältnisse des Standortes
	Polygaleen:		
Polygala amara	Ein Theil d. Zellen d. Blattunterseite mit polymorphen Chlorophyllkörpern.	14. 6.	Dir. Sonnenl.
	Geraniaceen:		
Pelargonium zonale	Körner in d. Blattunterseite.	6. 6.	Halbschatten.
	Malvaceen:		
Malva Alcea	Körner in d. Blattunterseite.	20. 4.	Dir. Sonnenl.
	Euphorbieen:		
Euphorb. amygdaloides	Körner in der Unterseite d. mittleren, rosettenförmig gestellten Blätter.	9. 4.	Schatten.
„ *virgata*	Körner in d. Blattunterseite.	1. 6.	Halbschatten.
Mercurialis ovata	„ „ „	6. 5.	Schatten.
	Alsineen:		
Alsine media	Sehr spärliche Körner in d. Blattunterseite.	28. 4.	Dir. Sonnenl.
	Sileneen:		
Agrostemma Githago	Körner in d. Blattunterseite.	16. 6.	„ „
	Umbelliferen:		
Anthriscus silvestris	Spärliche Körner in d. Blattunterseite.	17. 4.	Schatten.
Eryngium campestre	Körner in d. Blattunterseite.	19. 5.	Dir. Sonnenl.
Petroselinum sativum	„ „ „	15. 6.	„ „
Apium graveolens	Spärliche Körner in einem Theile der unteren Blattepidermis.	15. 6.	„ „
	Corneen:		
Aucuba japonica	Körner in d. Blattunterseite.	24. 6.	Halbschatten.
	Saxifragaceen:		
Chrysosplenium alternifolium	Körner in d. Blattunterseite.	8. 4.	Schatten.

Name der Species	Nähere Bezeichnung des anatomischen Ortes, an welchem sich d. Chlorophyll befindet.	Zeit der Untersuch.	Beleuchtungsverhältnisse des Standortes
	Grossularieen:		
Ribes Grossularia	Körner in d. Blattunterseite; sie entwickelten sich 14 Tage nach Entfaltung d. Blattknospe.	7. 4. 20. 4.	Dir. Sonnenl. „ „
„ *rubrum*	Körner in d. Blattunterseite; das Chlorophyll tritt gleichfalls 14 Tage nach Entfaltung d. Blattknospe auf.	18. 4.	„ „
	Crassulaceen:		
Sempervivum Pittonii Schott.	In d. Blattunterseite Körner in Kreisstellung.	24. 6.	„ „
„ *Funkii* Braun	In d. Blattunterseite Körner in Kreisstellung.	24. 6.	„ „
„ *montanum*	In d. Blattunterseite Körner in Kreisstellung.	24. 6.	„ „
	Papilionaceen:		
Orobus vernus	Körner in d. Blattunterseite.	23. 4.	Schatten.
Medicago falcata	„ „ „	1. 6.	Dir. Sonnenl.
Cytisus Laburnum	„ „ „	4. 6.	„ „
Astragalus glycyphyllos	Formlos ergrüntes Protoplasma in der Blattunterseite.	14. 6.	Schatten.
Lathyrus tuberosus	Chlorophyll in den beiden Blattseiten; in einem überwiegenden Theile der Zellen formlos ergrüntes Protoplasma; in dem anderen distincte Körner.	16. 6.	Dir. Sonnenl.
	Rosaceen:		
Rubus idaeus	In der Blattunterseite vorjährig. Blätter sehr kleine und zahlreiche Körner.	10. 4.	Halbschatten.
Agrimonia Eupatoria	Körner in d. Blattunterseite.	16. 7.	„

Name der Species	Nähere Bezeichnung des anatomischen Ortes, an welchem sich d. Chlorophyll befindet.	Zeit der Untersuch.	Beleuchtungsverhältnisse des Standortes
Fragaria grandiflora	In der Blattunterseite diesjährig. Blätter sehr kleine und zahlreiche Körner.	22. 4.	Schatten.
Potentilla verna	Körner in d. Blattunterseite.	22. 4.	Dir. Sonnenl.
	Pomaceen:		
Crataegus oxyacantha	Körner in jungen Blättern in der Unterseite.	6. 5.	" "
	Amygdaleen:		
Amygdalus communis	In der Unterseite d. Blätter eines blühenden Zweiges fand sich in einigen Zellen Chlorophyll.	28. 4.	" "
Prunus serotina Ehrh.	Körner in der Unterseite junger Blätter.	23. 4.	Schatten.
" *Laurocerasus*	Nur in jungen Blättern beiderseits Partien von formlos ergrünten Zellen.	24. 6.	Halbschatten.
	Polygoneen:		
Rumex Acetosa, var. *auriculatus* Koch.	Körner in den beiden Blattseiten.	23. 4.	Schatten.
Rheum undulatum	Körner in d. Blattunterseite.	19. 5.	Dir. Sonnenl.
	Cacteen:		
Echinocact. Zuccarinii	Körner in d. Blattunterseite.	13. 6.	" "

Bei folgenden Arten wurden hingegen alle Entwicklungs- und Altersstadien der tafelförmigen Epidermiszellen frei von Chlorophyll angetroffen.

Arten mit chlorophyllfreien tafelförmigen Epidermiszellen:

Gymnospermen:

Taxus baccata
Pinus Laricio
Abies pectinata
Larix europaea
Pinus Cembra

Monocotyledonen.

Cyperaceen:

Carex silvatica

Gramineen:

Phalaris arundinacea L. var. *hort.*
Anthoxanthum odoratum
Poa pratensis

Juncaceen:

Luzula albida

Liliaceen:

Fritillaria imperialis
Hyacinthus orientalis
Allium Cepa

Irideen:

Iris germanica

Asparageen:

Convallaria polygonatum

Amaryllideen:

Narcissus Pseudonarcissus

Dicotyledonen.

Cruciferen:

Sinapis alba

Valerianeen:

Centranthus macrosiphon Boiss.

Primulaceen:

Cyclamen europaeum

Buxineen:

Buxus sempervirens

Araliaceen:

Hedera Helix

Crassulaceen:

Sedum hybridum
„ *spurium*
Sedum acre

Es erwies sich demnach die Oberhaut von 102 untersuchten Dicotyledonen bei 94 als chlorophyllführend. Unter den Gymnospermen fand sich das Chlorophyll in der Oberhaut nur bei breitblättrigen Formen, hingegen war für alle untersuchten Monocotyledonen der Mangel des Chlorophylls in der Oberhaut charakteristisch.

Bei den meisten Arten, welche als chlorophyllhältig erkannt wurden, fand sich in der Epidermis der Blattspreite das Chlorophyll an der Unterseite allein, bei 12 Arten in der Unter- und Oberseite zugleich, hingegen ergab sich kein Fall, in welchem das Chlorophyll der Oberseite allein angehörte.

II.
Entstehung und Beschaffenheit der Chlorophyllkörper in den Epidermiszellen.

Die Entwicklung der Chlorophyllkörper in der Epidermis wurde an den Laubblättern von *Bellis perennis* und *Solanum Pseudocapsicum*, sowie an den Hüllblättern der Winterknospen von *Hepatica triloba* beobachtet. Die Exemplare der erwähnten Arten verblieben während der Untersuchung unter normalen Vegetationsbedingungen. Das erste Stadium der Entwicklung der Chlorophyllkörper in den Epidermiszellen bezeichnete in allen drei beobachteten Fällen eine Einlagerung von Stärke. Diese Einlagerung erfolgte bei *Hepatica triloba* in der Regel in der Gestalt von Stärkekörnern, welche sich alsbald mit einer merklich grünen Hülle umgaben; seltener war das Auftreten von schwach gefärbten formlos ergrünten Protoplasmakörpern bei Gegenwart von formloser Stärke. In der Oberhaut der Laubblätter von *Bellis perennis* und *Solanum Pseudocapsicum* ist ebenfalls Stärke vor dem Auftreten von Chlorophyll nachweisbar, doch wird hier wegen der noch zarten Constitution der Zellen der feinere Bau des Zellinhaltes durch die Behandlung mit dem Reagens zerstört. Es kann daher nicht mit Entschiedenheit ausgesagt werden, ob die Stärke in Form von Körnern oder „formlos" eingelagert werde. Der Zellinhalt, welcher im frischen Zustande Körnchen erkennen lässt, färbt sich mit Jodchlorzink partienweise oder nahezu gänzlich blauviolett.

Zur Nachweisung der Stärke diente nach dem Vorgange von Mikosch [1] verdünnte Chlorzinkjodlösung, welche zuerst die Stärke des Zellinhaltes und später erst die Zellwand färbt.

---

[1] Untersuchungen über die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzb. der Akad. d. Wiss. in Wien. LXXVIII. Bd. I. Abth.

Die Zeit der Einlagerung von ergrünender Stärke in die Epidermis ist für die verschiedenen Arten eine verschiedene.

Die Einlagerung beginnt bei *Solanum Pseudocapsicum* in Blättchen von nicht ganz 1 Mm. Länge (von der Insertionsstelle gemessen), bei *Bellis perennis* in etwa 1 Ctm. langen Blättern. Bei den Knospenblättern von *Hepatica triloba* erfolgt dieselbe an Basis und Spitze ganz junger Blätter zugleich und schreitet gegen die Mitte des Blattes allmälig vor, so dass das Wachsthum derselben, welches in der Mitte des Blattes zuletzt eingestellt wird, zugleich mit der Einlagerung von Stärke in die Epidermis des mittleren Theiles jedes Schuppenblattes vollendet wird.

Erwähnenswerth ist noch, dass Exemplare von *Petasites officinalis* gefunden wurden, deren ausgewachsene Blätter in der Epidermis der Lamina Chlorophyllkörner besassen, während junge Blätter, deren Hauptnerven bereits eine durchschnittliche Länge von 5 Ctm. und deren Stiele eine Länge von 15—20 Ctm. erreicht hatten, in der Epidermis weder Chlorophyll- noch Stärkekörner aufwiesen.

So verschieden auch die Grösse der Blätter sein kann, in deren Epidermis die Chlorophyllbildung beginnt, so lässt sich doch ein gemeinsamer Umstand hervorheben. In der Blattepidermis der erwähnten und noch vieler anderer Arten findet sich das Chlorophyll kurz vor Beginn oder zugleich mit der Wellung der Zellmembran ein. Es scheint, dass hier ein ursächlicher, wenn auch bisher nicht erklärlicher Zusammenhang anzunehmen ist.

Die schwach ergrünten Stärkekörner sowie das formlose Chlorophyll, neben welchem formlose Stärke im Zellinhalte nachweisbar war, erfahren bald eine tiefgreifende Veränderung. Chlorzinkjod färbt nämlich weder die Körnchen, noch den Zellinhalt im Allgemeinen. Dieser Umwandlungsprocess der Stärke geht in den Zellen der unteren und oberen Blattepidermis von *Bellis perennis* und *Solanum Pseudocapsicum* in derselben Weise vor sich. Von nun an beginnt jedoch in der Epidermis der Blattunterseite ein anderer Entwicklungsgang als in derjenigen der Blattoberseite.

In der Epidermis der Blattunterseite wird die dünne Chlorophyllhülle um die gegen Jod nicht mehr reagirenden Körnchen mächtig ausgebildet. Es entstehen Chlorophyllkörnchen mit einem

Einschlusse unbekannter Natur. Wird Blättern das Chlorophyll durch Einlegen in Weingeist entzogen, so zeigen sich in den Oberhautzellen farblose Körperchen. Dieselben sind resistent gegen Schwefelsäure, Salzsäure, Chromsäure; in der letzteren können sie unverändert erwärmt werden. Alkalien bringen keine Veränderung hervor. Sie werden auch von Benzol, Äther und Alkohol nicht angegriffen. Einen ganz abweichenden Bau zeigen die Chlorophyllkörner der unteren Blattepidermis von *Oxalis Acetosella*, indem diese auch in erwachsenen Blättern nur von einer schwachen Chlorophyllhülle umgebene Stärkekörner vorstellen. Im Allgemeinen entstehen auch die Chlorophyllkörner der Spaltöffnungszellen aus Stärkekörnern durch Umhüllung mit ergrünendem Protoplasma, und behalten den Stärkeeinschluss dauernd. Hieher dürfte auch eine Angabe H. v. Mohl's, [1] *Calla aethiopica* betreffend, und ein von G. A. Weiss an *Oxalis carnosa* [2] beobachteter Fall zu rechnen sein. Die Form der Chlorophyllkörner gleicht nie völlig einer Kugel, sondern einem Ellipsoid. Es findet sich auch mitunter formloses Chlorophyll (*Solanum Pseudocapsicum*, Epidermis des Stengels und der Nerven; junge Hüllblätter der Winterknospen von *Hepatica triloba*), doch ist keine genetische Beziehung zwischen formlosem Chlorophyll und Chlorophyllkörnern anzunehmen in der Weise etwa, als würden sich aus dem formlos ergrünten Protoplasma die Chlorophyllkörner zusammenballen. Als Gründe für das Gesagte kann angeführt werden, dass sich formloses Chlorophyll nur in vereinzelten Zellen der Epidermis der Laubblätter und jungen Knospenhüllen von *Hepatica triloba* und des Stengels wie der Blattspreite von *Solanum Pseudocapsicum* u. a. m. fand, in der Blattepidermis von *Bellis perennis* u. v. a. überhaupt nicht beobachtet wurde. Die Chlorophyllkörner der Epidermis sind an Grösse entweder jenen

---

[1] Verm. Schriften 1845, p. 356. „Solche, nur mit einem Amylumkerne versehene Chlorophyllkörner, welche sich deutlich durch Jod blau färben, kommen in den Porenzellen der Epidermis aller Pflanzen, welche ich bisher in dieser Beziehung untersuchte, vor; ferner in der Epidermis des Blattes von *Calla aethiopica*."

[2] „Die Pflanzenhaare" l. c. pag. 559, 560. Die Epidermis der Blattunterseite enthält vereinzelte kleine Chlorophyllkörner, welche sich mit Jod rostroth färben.

des Mesophylls gleich (*Bellis perennis*) oder stehen ihnen nach (*Solanum Pseudocapsicum*). Besonders kleine Chlorophyllkörnchen finden sich in der Epidermis des Blattstieles von *Sambucus nigra*. Angeordnet sind die Chlorophyllkörner entweder in Kreisform um den Zellkern (Cacteen) oder sie sind im wandständigen Protoplasma eingebettet, wobei sie die kürzeste Axe des Ellipsoids dem centralen Theile des Zelllumens zuwenden. Der gewöhnliche Fall ist der, dass in ein und derselben Zelle sowohl wandständige als um den Zellkern gelagerte Chlorophyllkörner vorkommen. (*Solanum Pseudocapsicum* und die meisten anderen). Es scheint in den Chlorophyllkörnern der Epidermiszellen aller im vorigen Capitel aufgezählten Arten späterhin keine Stärke durch Assimilation gewonnen zu werden, da es nicht gelang, durch Chlorzinkjod ausgenommen in den Chlorophyllkörnern der Spaltöffnungszellen und der Epidermiszellen von *Oxalis Acetosella* Stärkeeinschlüsse nachzuweisen. Es muss noch dahingestellt bleiben, ob selbst in diesen Fällen Stärke durch Assimilation gewonnen wurde.

Mikosch [1] beobachtete im Mesophyll der Cotylen der Erbse gleichfalls Chlorophyllkörner, welche aus Stärkekörnern durch Umhüllung mit ergrünendem Protoplasma und nachfolgende Auflösung der Stärkekörner entstanden waren, und in welchen später keine Stärke durch Assimilation gebildet wurde.

In der Epidermis der Blattoberseite verliess ich die Chlorophyllkörnchen in dem Stadium, wo sie aus einer dünnen, eben sichtbaren Chlorophyllhülle bestanden, deren Einschluss sich mit Chlorzinkjod nicht blau färbte. Die dünne Chlorophyllhülle verschwindet bei *Solanum Pseudocapsicum* und *Bellis perennis*, während der Einschluss als farbloses, stark lichtbrechendes Körperchen zurückbleibt, welches sich gegen Reagentien wie der Einschluss der Chlorophyllkörner an der Blattunterseite verhält. Analoge Körperchen finden sich in der oberen Blattepidermis der meisten Phanerogamen. Besonders schön sind dieselben bei *Viburnum Lantana* zu beobachten.

Nachdem ich hiemit in Kürze den Entwicklungsgang der Chlorophyllkörper in den Laubblättern von *Bellis perennis* und *Solanum Pseudocapsicum*, sowie in den Hüllblättern der Winter-

---

[1] L. c. Separatabdruck pag. 24.

knospen von *Hepatica triloba* wiedergegeben und die Beschaffenheit der entwickelten Chlorophyllkörper bei allen untersuchten Arten beschrieben habe, will ich auf die Entstehung der Chlorophyllkörner aus Stärkekörnern nochmals zurückkommen. Schon Mulder[1] nahm an, dass die Stärkekörner unmittelbar in Chlorophyllkörner sich umwandeln. H. v. Mohl spricht sich in seiner „Vegetabilischen Zelle“[2] dahin aus, dass in sehr vielen Fällen die Einlagerung von Stärke der Bildung von Chlorophyll vorausgehe. Er hält jedoch einen tieferen, ursächlichen Zusammenhang nicht für nothwendig, da sich in einigen Fällen (Endzellen von *Conferva glomerata*) Chlorophyll bilden könne, ohne dass vorher oder gleichzeitig Stärke eingelagert worden wäre. Weiss[3] beschreibt die Entwicklung der Chlorophyllkörner in den Haaren ähnlich dem vorliegenden Falle mit folgenden Worten: „Häufig geschieht es, dass sich um Amylumkörner junger Haare ein grünes Pigment lagert, und sie zu Chlorophyllkörnern macht, welche durchaus nicht selten auch in einzelligen Haaren gefunden werden (*Oxalis carnosa*, *Lantana Jungii*); seltener ergrünt das Plasma in seiner Totalität oder stellenweise im Haare, ohne bestimmte Formen (Körner) anzunehmen.“ Ferner fand Wiesner,[4] dass der Bildung der braunen, zweispitzigen Farbstoffkörperchen im Haut- und Grundgewebe der *Neottia nidus avis* das Auftreten von Stärkekörnchen vorangeht und erst mit dem Verschwinden des Amylums die Farbstoffkörperchen in grösserer Menge gebildet werden. Es zeigten sich auch Stärkekörnchen, von einer bräunlichen Hülle umgeben. Es geht aus den Untersuchungen Wiesner's hervor, dass diese braunen Farbstoffkörperchen wirklich Träger von Chlorophyll sind. Ein weingeistiger Auszug fluorescirt in der charakteristischen Weise. G. Kraus[5] erhielt aus alten Herbarexemplaren von *Neottia nidus avis* einen Auszug, welcher die Absorptionsbänder I, IV*a* und *b* erkennen liess.

---

[1] Versuch einer physiologischen Chemie 1844, pag. 300.

[2] Pag. 205.

[3] „Die Pflanzenhaare“ l. c. pag. 634.

[4] Jahrb. für wissenschaftl. Botanik. VIII. Bd., pag. 579, 579. Taf. 39, Fig. 1, 2, 3.

[5] „Chlorophyllfarbstoffe“ 1872, pag. 36, Anmerkung.

Das Absorptionsspectrum wurde darauf auch von Wiesner[1] und Drude[2] gleichzeitig beobachtet. Selbst Kohlensäure wird von *Neottia nidus avis* im Sonnenlichte absorbirt (und wahrscheinlich zerlegt).[3] Der Einwand von Prillieux,[4] dass das Chlorophyll sich durch die Einwirkung von Alkohol u. a. auf den braunen Farbstoff erst bilde, kann demnach nicht aufrecht erhalten werden. In neuester Zeit hat G. Haberlandt[5] die Entstehung von echten, assimilirenden Chlorophyllkörnern aus Stärkekörnern in den Cotylen der Bohne beobachtet. Die Stärkekörner umgeben sich mit einer Hülle von ergrüntem Protoplasma.

Das eingeschlossene Stärkekorn wird im Laufe der weiteren Entwicklung ganz aufgelöst. Dass die Entstehung von Chlorophyllkörnern aus Stärkekörnern nicht nur in vereinzelten Fällen beobachtet werden könne, sondern geradezu eine häufige Entstehungsart sei, hat Mikosch[6] gezeigt. Er kommt in seiner Untersuchung zu folgendem Resultate: „In allen jungen, mit Stärkekörnern gefüllten Organen entstehen die Chlorophyllkörner durch Umhüllung eines Stärkekorns mit grünem, respective gelbem Plasma; innerhalb der Plasmahülle geht eine allmälige Auflösung der Stärke vor sich, der, wenn das Stärkekorn ein zusammengesetztes war, ein Zerfall in seine Theilkörner vorangeht." Mikosch weist auch darauf hin, dass bereits Hartig[7] die Umwandlung von Stärke in Chlorophyll in den Cotylen von *Phaseolus*, *Fraxinus*, *Lupinus* und anderen, sowie in den Cotylen der Coniferen beobachtete. Man wird auch die Entstehungsweise der Chlorophyllkörner in den tafelförmigen Epidermiszellen und Spaltöffnungszellen, soweit die hier mitgetheilten Beobachtungen reichen, hieher zu rechnen haben. Indem ich dem Vorschlage von Mikosch (l. c.)

---

[1] Flora 1874, pag. 76 (dat. vom 30. Dec. 1873).

[2] Die Biologie von Monotropa Hypopithys und Neottia nidus avis 1873, pag. 22.

[3] Nach Wiesner l. c. — Drude l. c. pag. 17 u. ff.

[4] Comptes rendus etc. 1873, pag. 1530. ff. „Coloration et verdissement du Neottia nidus avis."

[5] Bot. Zeit. 1877, pag. 378.

[6] L. c.

[7] „Entwicklungsgeschichte des Pflanzenkeimes, pag. 107, 130, 138, 141, 145.

folgend die Chlorophyllkörner in Plasmachlorophyllkörner und Stärkechlorophyllkörner eintheile, wobei die letzteren ihren Ursprung aus Stärke nehmen, bezeichne ich die Chlorophyllkörner der Epidermis als Stärkechlorophyllkörner. Selbstverständlich soll damit keineswegs gesagt sein, dass in dem Oberhautgewebe anderer, noch nicht untersuchter Arten nicht auch Plasmachlorophyllkörner auftreten könnten.

Die Bildung von Chlorophyllkörnern aus Stärkekörnern wird verständlich durch die Annahme Wiesner's, [1] dass die Stärke insbesondere und die Kohlehydrate im Allgemeinen das Bildungsmaterial für das Etiolin, die Muttersubstanz [2] des Chlorophylls, abgebe. Einer ähnlichen Ansicht ist Sachsse. [3]

Im Dunkeln wird eine Bildung von Etiolinkörnern aus Stärke in der Epidermis von Blattspreite, Blattstiel oder Stengel nicht beobachtet. *Bellis perennis*, *Oxalis Acetosella*, im Dunkeln gezogen, zeigten in der wesentlich verkümmerten Epidermis weder Stärke noch Etiolin, noch farblose, differenzirte Protoplasmapartien und nur die Spaltöffnungszellen führen Stärkekörner. Doch gelangen die Spaltöffnungszellen nicht immer zur Entwicklung.

III.

Die Zerstörung des Chlorophylls in der Epidermis.

a) Zerstörung des Chlorophylls in der lebenden Zelle.

In der lebenden Zelle wird das Chlorophyll in der Epidermis der Blattoberseite der meisten Blätter zerstört. Die dünne Chlorophyllhülle um farblose, stark lichtbrechende Körnchen verschwindet in den oberen Epidermiszellen fast immer wieder. Das Protoplasma bleibt jedoch lebensfähig, so dass der Chlorophyllfarbstoff einer zerstörenden Einwirkung zu unterliegen scheint, welche sich auf diese allein und nicht auf den ganzen Zellinhalt erstreckt. Um die Ursache der Zerstörung des Chlorophylls in

[1] „Entstehung des Chlorophylls" 1877, pag. 115, 116.

[2] L. c. Cap. II, pag. 25 ff.

[3] „Chemie und Physiologie der Farbstoffe" 1877, pag. 57 — 61.

der Epidermis der Blattoberseite zu erkennen, wird es nöthig sein, etwas weiter auszuholen.

Wiesner[1] stellte den Satz auf, dass die Zerstörbarkeit des Chlorophylls im Gewebe durch Licht unter sonst gleichen Verhältnissen desto grösser wird, je geringer die Menge des grünen Pigmentes in den Chlorophyllkörnern ist. Er bewies diesen Satz durch folgendes Experiment: Gewebestücke, von denen die einen schwach ergrünte, die anderen intensiv ergrünte Chlorophyllkörner besassen, wurden unter Wasser dem Sonnenlichte ausgesetzt. Die schwach ergrünten Körner verloren ihr Chlorophyll nach wenigen Stunden, die intensiv grünen zeigten sich tagelang ungeändert. Wenn man nun berücksichtigt, dass das Mesophyll der Laubblätter von *Bellis perennis* und *Solanum Pseudocapsicum*, ferner jenes der Hüllblätter von *Hepatica triloba*, welche zur Untersuchung dienten, bereits Chlorophyllkörner führt zu einer Zeit, wo die Einlagerung von Stärke und somit auch die Chlorophyllbildung in der Epidermis erst beginnt, so ergibt sich daraus, dass das Entwicklungsstadium der Chlorophyllkörner des Grundgewebes immer ein vorgeschritteneres sein wird, als das der Chlorophyllkörner in der Epidermis. Die jungen Chlorophyllkörner der Epidermis werden in Folge dessen auch immer weniger intensiv gefärbt sein als jene des Mesophylls. Sie befinden sich demnach in jungen Blättern bei einer zu intensiven Einwirkung des Lichtes unter übrigens gleichen Verhältnissen im Nachtheile gegenüber den Chlorophyllkörnern des Mesophylls.

Durch Wiesner wurde auch eine andere Thatsache bekannt,[2] die auf eine gleichzeitige Zerstörung und Neubildung von Chlorophyll im Gewebe unter dem Einflusse intensiven Lichtes hinweist. Bei einer Lichtintensität, bei welcher gelöstes Chlorophyll noch nicht zerstört wird, ergrünen Keimlinge im gelben Lichte früher als im blauvioletten. Bei hoher Lichtintensität, bei

---

[1] Flora 1874, III. Das Verhalten der Chlorophyllkörner im Lichte und im Dunkeln. — „Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls in der lebenden Pflanze“. Festschrift der zool. bot. Ges. in Wien 1876, pag. 39.

[2] Bot. Zeit. 1874, p. 126 ff. — „Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls in der lebenden Pflanze“, pag. 37 ff.

welcher gelöstes Chlorophyll stark angegriffen wird, kehrt sich das Verhältniss geradezu um. Bei noch bedeutenderer Steigerung tritt endlich nur mehr im blauvioletten Lichte ein Ergrünen ein. Diese Thatsache wird durch die Annahme verständlich, dass die Chlorophyllbildung im Allgemeinen im gelben Lichte gegenüber dem blauvioletten begünstigt ist, dass aber auch die Zerstörung des Chlorophylls bei höherer Lichtintensität unter sonst gleichen Verhältnissen im gelben Lichte gefördert wird. Die Bildung von Chlorophyll erfolgt jedoch bereits bei einer Lichtintensität, bei welcher die Zerstörung noch nicht eintritt. Bei hoher Lichtintensität erscheint daher an ergrünenden Keimlingen nur die Differenz des im Lichte gebildeten und des zerstörten Chlorophylls. Abgesehen von der Zerstörbarkeit des extrahirten Chlorophylls durch Licht bei Gegenwart von Sauerstoff gibt Wiesner noch eine Methode der unmittelbaren Messung des Chlorophyllverlustes an,[1] den schwach ergrünte Keimlinge erleiden, wenn sie einer grellen Beleuchtung unter dem nöthigen Transpirationsschutze ausgesetzt werden. Durch diese Messung wird zugleich der Beweis für die Zerstörung des Chlorophylls in der Pflanze durch Licht erbracht. Die Keimlinge erleiden dabei keinen Schaden. Bevor ich aus dem Angeführten eine Anwendung auf den vorliegenden Fall mache, will ich noch erwähnen, dass die Chlorophyllbildung in der Blattoberhaut von *Bellis perennis* und *Solanum Pseudocapsicum* an Blättern beginnt, welche bereits unter einem bedeutenden Winkel vom Stammtheile abgehen. Das direct einfallende Licht trifft daher zuerst die Epidermis der Blattoberseite und dringt dann gedämpft in die tieferen Gewebetheile ein. Aus all dem Gesagten erhellt, dass bei Einwirkung einer hohen Lichtintensität, bei welcher im Mesophyll noch ein Zuwachs von Chlorophyll entsteht, die Differenz zwischen neugebildetem und zerstörtem Chlorophyll für die Körner der Epidermis bereits verschwinden kann. Es wird ferner bei noch höherer Lichtintensität, bei welcher im Mesophyll die Menge des neu gebildeten Chlorophylls der Menge des zerstörten das Gleichgewicht hält, in der

---

[1] „Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls in der lebenden Pflanze", pag. 38.

Epidermis bei sonst gleichen Verhältnissen wegen der Einwirkung gedämpften Lichtes bereits ein wirklicher Chlorophyllverlust eintreten.

Die Epidermis der Blattoberseite besitzt im Allgemeinen, sobald die Blätter einen Winkel von erheblicher Grösse mit den Stammtheilen bilden, keinen Lichtschutz mehr. Haare, welche auf der Oberseite vieler Blätter auftreten, sind dann meist viel zu weit von einander entfernt, um einen lichtdämpfenden Filz zu bilden. Im Gegentheile kann durch eine Bewegung der Blätter die Blattoberseite beständig dem direct einfallenden Lichte zugewendet werden.

Diese Reihe von Thatsachen drängt mich zu der Annahme, dass die Ausbildung der Chlorophyllkörner in die Blattoberseite von *Bellis perennis* und *Solanum Pseudocapsicum* durch Einwirkung allzu intensiven Lichtes in ihrer weiteren Ausbildung gehemmt werden. Die Hemmung mag in der Weise erfolgen, dass das Chlorophyll, welches im Lichte des späten Nachmittags und frühen Vormittags gebildet wird, durch die zu hohe Lichtintensität des folgenden Mittages wieder zerstört wird. Ich erinnere hiebei, dass nach den Versuchen Wiesner's eine starke Besonnung von wenigen Stunden ausreicht, um schwach ergrünte Chlorophyllkörner zu entfärben. Die Neubildung des Chlorophylls unterbleibt schliesslich in Folge der Erschöpfung des Bildungsmateriales für das Chlorophyll. An Stelle der Chlorophyllkörner erscheinen jene farblosen Körperchen, die man mit einigem Rechte als Degenerationsproducte von Chlorophyllkörnern auffassen kann.

Ist die hier ausgesprochene Ansicht richtig, so müssen z. B. Exemplare von *Bellis perennis*, welche im diffusen Lichte erzogen werden, in der Epidermis der Blattoberseite Chlorophyllkörner zur Entwicklung bringen. Es wurde auch ein Versuch in diesem Sinne eingeleitet, und mehrere Exemplare der genannten Pflanze an verschiedenen Stellen eines Zimmers unter verschiedener natürlicher Beleuchtung cultivirt. An einer Stelle wurde in der That die erforderliche Lichtintensität empirisch gefunden; die Epidermis der Blattoberseite jener Blätter, welche während der Zeit der Cultur zur Anlage und Ausbildung gelangt waren, führte Chlorophyllkörner derselben Form, Grösse und Zahl wie

die Epidermis der Blattunterseite. Man findet ferner im Spätherbste an jungen Blättern von *Bellis perennis* auch in der Epidermis der Blattoberseite Chlorophyllkörner. Hieher gehört auch das Verhalten der Epidermiszellen von *Viburnum Lantana*, welche während des Sommers allerdings keinen Chlorophyllgehalt zeigen, sondern stark lichtbrechende Körper einschliessen, deren Verhalten gegen Reagentien jenem früher besprochenen der farblosen Körperchen der Blattoberseite von *Bellis perennis* entspricht. (Vergl. Fig. 5). Im Spätherbste finden sich jedoch junge Blätter, die in der Epidermis der Blattunterseite dieselben Körperchen von einer schwach grünen Hülle umgeben zeigten.

Ich zögere demnach nicht zu behaupten, dass in der Regel in der Epidermis der Blattoberseite der Dicotyledonen und breitblätterigen Gymnospermen eine Chlorophyllbildung eingeleitet wird, welche jedoch in Folge der Einwirkung allzu intensiven Lichtes zu keinem dauernden Chlorophyllgehalte führt. Die farblosen, stark lichtbrechenden Körperchen in der Epidermis der Blattoberseite der meisten Dicotyledonen erscheinen demnach als Degenerationsproducte von Chlorophyllkörnern (*Viburnum Lantana*). An genügend schattigen Standorten gelangt jedoch das Chlorophyll zur Entwicklung und zu dauerndem Bestande. Im Allgemeinen entbehrt das Chlorophyll in der Epidermis der Blattoberseite eines Schutzes, ja ich bezeichne sogar die obere Blattepidermis nach Wiesner[1] selbst als Chlorophyllschutzmittel für die tiefer liegenden Gewebe. Die Thatsache, dass sich das Chlorophyll in der Epidermis der Blattunterseite während der ganzen Lebensdauer des Blattes selbst frei stehender Bäume (*Cytisus Laburnum*, *Aesculus Hipocastanum*) erhält, beweist, dass die Bewegung des Blattes, durch welche die Blattunterseite von dem direct einfallenden Lichte abgewendet wird, zum Schutze des Chlorophylls hinreicht.

b) Zerstörung des Chlorophylls beim Absterben des Organes.

Das Chlorophyll, welches sich in der unteren Blattepidermis, dem Blattstiel und Stengel der Dicotyledonen und einiger Gymnospermen findet, bleibt während der ganzen Lebensdauer des

[1] L. c. pag. 41.

Gewebes erhalten. Der Chlorophyllgehalt der oberen Blattepidermis ist hingegen nur ausnahmsweise von so langem Bestande. Beim Absterben der Blätter von *Bellis perennis* werden die Contouren der Chlorophyllkörner verschwommen, es treten im Inneren derselben mehrere bis viele kleine, stark lichtbrechende Körperchen auf, welche aus der Substanz des bereits beschriebenen, eingeschlossenen, grösseren Körperchens entstehen. Zuletzt löst sich das ergrünte Protoplasma in formloses, wolkenförmiges Chlorophyll auf, während die früher eingeschlossenen grösseren, sowie die überaus kleinen Körperchen zum Theile im farblosen, zum Theile im ergrünten Plasma eingebettet erscheinen. Schliesslich treten im formlos grünen Protoplasma rostfarbene Flecke auf und allmälig geht das ganze Chlorophyll in eine rostrothe Substanz über.

IV.

Kann durch Wachsthumshemmung eine Chlorophyllbildung in Epidermiszellen eingeleitet werden?

C. Kraus hat die Beobachtung mitgetheilt,[1] dass Keimlinge von Gerste, Weizen, Mais und *Trifolium pratense* unter dem Einflusse einer Wachsthumshemmung selbst im Dunkeln Chlorophyll bilden. Er brachte Keimlinge der genannten Arten, welche bereits Wurzeln getrieben hatten, auf feuchte Baumwolle im Grunde von Proberöhren unter, die hierauf mit stark gedrehter Baumwolle bis an den Rand gefüllt wurden. Die Blätter, welche sich nach mehrtägigem Wachsthume in die Baumwolle unter mehrfacher Krümmung eingeschoben hatten, ergrünten an den Biegungsstellen. Diese mit freiem Auge erkennbare Färbung nimmt aber bald an Intensität ab. Ein alkoholischer Auszug der Keimpflanzen enthält den grünen Farbstoff in Lösung. Dadurch, dass die Farbe

---

[1] „Wachsthum und Chlorophyllbildung". Flora 1875, pag. 346 u. ff. — „Über künstliche Chlorophyllerzeugung in lebenden Pflanzen bei Lichtabschluss." Landw. Versuchsstat. 1877, pag. 415 ff. — „Über einige Beziehungen des Lichtes zur Form und Stoffbildung der Pflanzen". Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik, herausgegeben von E. Wollny II. Bd., 2. Heft. Separatabdruck, pag. 27 ff.

der Lösung im Lichte, sowie bei Einwirkung von Säuren verschwindet, gebe sich der grüne Farbstoff als Chlorophyll zu erkennen. Abgesehen von jeder Erklärung dieser Erscheinung liegt hier die Thatsache eines Zusammenhanges zwischen Zellmembranwachsthum und Chlorophyllbildung vor, wofern nicht gegen die Art und Weise, wie der grüne Farbstoff als Chlorophyll nachgewiesen wird, Bedenken erhoben werden. Die Beziehung zwischen Wachsthumshemmung und Chlorophyllbildung ist möglicherweise auch für die tafelförmigen Epidermiszellen von Gerste, Mais und den Monocotyledonen im Allgemeinen, welche im Lichte weder Stärke noch Chlorophyll unter den gewöhnlichen Vegetationsbedingungen einschliessen, von Bedeutung, falls sich ergeben sollte, dass in ihnen unter dem vereinten Einflusse von Licht und mechanischer Wachsthumshemmung Chlorophyll entsteht. Es lag meinem Untersuchungsplane die Vermuthung zu Grunde, dass das Bildungsmaterial für die Zellwand und für das Chlorophyll identisch sei und durch einseitig entwickelte Thätigkeit gänzlich zur Zellmembranbildung verwendet werden könne. Würde es gelingen, das Protoplasma in seiner einseitig auf Zellmembranbildung gerichteten Thätigkeit zu hemmen, so wäre ein Theil des Bildungsmateriales zu anderer Verwendung, vielleicht zur Chlorophyllbildung, disponibel gemacht. Dieser Gedanke wurde im Wesentlichen zuerst von C. Kraus ausgesprochen.[1] Doch bringt er diese Vermuthung nicht an und für sich, sondern in enger Verbindung mit seiner Hypothese von der Rolle des Chlorophylls im Assimilationsprocesse.

Bevor ich jedoch die Lösung dieser Frage in Angriff nahm, schien mir der Beweis nicht überzeugend erbracht zu sein, dass der von C. Kraus aus den genannten Keimlingen bereitete Auszug Chlorophyll enthalte. Veränderlichkeit der Lösung im Lichte,[2] sowie die Verfärbung durch Säuren kommen alkoholischen, durch Einwirkung der Luft (alkalisch-) grün gewordenen Anthokyanlösungen gleichfalls zu. Selbst die Fluorescenz zeigen alkoholische Anthokyanauszüge aus blauen Blüthen bereitet und an der Luft

---

[1] „Wachsthum und Chlorophyllbildung". Flora 1875, pag. 346 ff.
[2] Bořšcow, Bot. Zeit. 1875, pag. 351.

grün geworden in ähnlicher Weise wie Chlorophylllösungen.[1] Es ist daher die spectroskopische Prüfung des alkoholischen Auszuges eine unerlässliche Forderung bei Entscheidung einer so wichtigen Frage. Ich stellte daher folgenden Versuch an:

Es wurden Gerstenkörner, welche bereits Wurzeln hervortrieben, auf feuchte Baumwolle gebracht, und diese in Proberöhren bis auf ungefähr 2 Ctm. Entfernung vom Grunde derselben eingeschoben. Die Röhren standen mit der Mündung nach abwärts, mehrere zusammen in einem grösseren Glasgefässe. Der Durchmesser der Proberöhren war 3 Ctm., ihre Länge 17 Ctm. Die Anordnung des Versuches wurde desshalb im Vergleiche mit der Versuchsweise von C. Kraus modificirt, um eine Vorsichtsmassregel treffen zu können, welche bei den Versuchen von C. Kraus nicht beobachtet wurde. Experimente von Böhm[2] haben nämlich ergeben, dass ein grosser Kohlensäuregehalt der Athmosphäre auf das Ergrünen von Keimlingen einen schädlichen Einfluss übt. Die Proberöhren wurden desshalb über Kalilauge aufgestellt. C. Kraus bewirkte die Ventilation durch in den Proberöhren angebrachte Löcher. Um jedoch auch genügend Sauerstoff zuzuführen, und die Fäulniss der Keimlinge, welche in Proberöhren äusserst leicht eintritt, möglichst hintanzuhalten, wurden die Proberöhren täglich aus dem Gefässe genommen, und die in ihnen enthaltene Luft durch Wasser verdrängt und darauf durch frische Luft ersetzt. Die Keimlinge wurden im Dunkeln durch 27 Tage bei einer nahezu constanten Temperatur von ungefähr 10° C. cultivirt. Die Blätter krümmten sich, nachdem sie das Ende der Proberöhre erreicht, welches ungefähr 2 Ctm. von der Baumwolle entfernt war, an der Glaswand wieder abwärts, immer enge derselben angepresst. Gewiss war also hier der erforderliche Druck als Wachsthumshinderniss gegeben. Die Keimlinge bildeten Etiolin, und zeigten trotz täglicher Beobachtung keine mit freiem Auge erkennbare Grünfärbung; nach 25 Tagen hatten die Wurzeln den ihnen gebotenen Raum durchwachsen. Der alkoholische Auszug, welcher nun bereitet wurde, liess weder Fluorescenz noch

[1] Bořšcow l. c.

[2] „Über den Einfluss der Kohlensäure auf das Ergrünen und Wachsthum der Pflanzen.“ Sitzb. der Wiener Akad. d. Wissensch. LXVIII. Band, I. Abth.

den Absorptionsstreifen I bei der spectroskopischen Untersuchung erkennen. Ein Theil der Keimlinge, welcher noch 2 Tage länger cultivirt wurde, ging in Fäulniss über. Es ist daher nicht anzunehmen, dass sich bei länger fortgesetzter Cultur Chlorophyll gebildet haben würde. Wenn selbst späterhin in den Keimlingen, die dann sämmtlich bereits von Fäulniss ergriffen worden wären, Chlorophyll entstanden wäre, könnte dies physiologisch nicht von Belang sein. Ich kann daher nicht umhin, eine so einfache Beziehung zwischen Wachsthumshemmung und Chlorophyllbildung wenigstens bei Einwirkung mechanischer Hemmnisse in Abrede zu stellen. Dadurch erledigt sich zugleich die Frage, ob die Hemmung des Zellmembranwachsthums (der Oberfläche nach) die Chlorophyllbildung der Epidermiszellen begünstige, oder selbst in Epidermiszellen von Monocotyledonen ermögliche.

Aber nicht blos durch Einwirkung eines Wachsthumshemmnisses soll nach C. Kraus selbst im Dunkeln Chlorophyll gebildet werden können, sondern auch durch Einwirkung von Methylalkohol.[1] Es würde mich hier zu weit führen, die Hypothese zu besprechen, welche den genannten Autor dazu geführt hat, insbesondere die Einwirkung des Methylalkohols auf Finsterkeimlinge zu erforschen. Für den gegenwärtigen Zweck ist gerade die Thatsache als solche von Belang. Es kann sich möglicherweise ergeben, dass Methylalkohol jene Wirkung herbeiführt, welche das mechanische Wachsthumshinderniss nicht hervorzurufen im Stande war. Es ist denkbar, dass unter dem vereinten Einflusse von Licht und Methylalkohol, also unter besonders günstigen Bedingungen für das Ergrünen die Epidermis von Monocotyledonen und anderen Pflanzen mit chlorophyllfreier Oberhaut Chlorophyll bildet. Diese Erscheinung wäre dann als Anhaltspunkt für die Erklärung der Abwesenheit des Chlorophylls in den Epidermiszellen grüner Organe mancher Pflanzen von grösster Bedeutung.

Doch schien es mir auch hier unerlässlich, eine spectroskopische Prüfung des alkoholischen Auszuges von Finsterkeim-

[1] „Über die Beziehungen des Chlorophylls zur Assimilation.“ Flora 1875, pag. 268 ff. — „Über künstliche Chlorophyllerzeugung in lebenden Pflanzen bei Lichtabschluss“. Landwirthschaftl. Versuchsstat. 1877, p. 415. ff. — „Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik, herausgegeben von E. Wollny. II. Bd., 2. Heft. Separatabdruck pag. 33.

lingen, die sich unter dem Einflusse des Methylalkohols entwickelt hatten, zu unternehmen. Zu diesem Zwecke stellte ich folgende Versuche an:

1. Es wurden ungefähr 400 Gerstenkörner in Nobbe'schen Apparaten zum Keimen gebracht. In die Rinne der Apparate wurde wo nöthig täglich Methylalkohol zugesetzt. In einem anderen Apparate wurden beiläufig 100 Keimlinge frei von der Einwirkung des Methylalkohols gezogen. Im Übrigen wurde nach Angabe von C. Kraus verfahren. Die Keimlinge zeigten unter der Einwirkung des Alkohols ein zwerghaftes Aussehen. Besonders schwächlich entwickelten sich die Wurzeln. Die nahezu constante Temperatur betrug 15° C., die Dauer des Versuches 27 Tage. Während dieser Zeit ergab sich keine Abweichung der Alkoholkeimlinge gegenüber den Controlpflanzen hinsichtlich ihrer Farbe. Bei Beendigung des Versuches liess der weingeistige Auszug weder Fluorescenz noch den Absorptionsstreifen I erkennen.

2. Ich untersuchte nun den Einfluss des Methylalkohols auf Gerstenkeimlinge in Proberöhren, wobei ich die Einwirkung des Methylalkohols mit der Wirkung der Wachsthumshemmung zu vereinigen trachtete. Zu diesem Ende wurden die Keimlinge in derselben Weise, wie bereits früher geschildert, in Proberöhren der beschriebenen Dimensionen eingeführt, nur mit dem Unterschiede, dass nach der Einbringung des feuchten Baumwollpfropfes mit den Keimlingen ein zweites mit Methylalkohol getränktes Stück Baumwolle nachgeschoben wurde. Durch Auswaschen oder abermaliges Tränken des Baumwollpfropfes konnte die Wirkung des Methylalkohols geregelt werden. Zu alledem wurde die Vorsicht angewendet, für eine von Kohlensäure freie Athmosphäre zu sorgen, indem die Proberöhren wie in dem früher erwähnten Falle und aus demselben Grunde über Kalilauge aufgestellt wurden. Die Erneuerung der Luft erfolgte in der bereits angegebenen Weise. Die Temperatur betrug nahezu constant 10° C., der Versuch dauerte 7 Tage. Die Keimlinge waren nach Ablauf dieser Zeit sehr schwächlich, aber normal gebaut. Es konnte jedoch während der ganzen Versuchsdauer kein Ergrünen wahrgenommen werden; bei der spectroskopischen Prüfung war selbst der Absorptionsstreifen I nicht wahrzunehmen. Obwohl alle hier aufgezählten Versuche wiederholt angestellt wurden,

auch mit Vermeidung der Absorption der Kohlensäure durch Kalilauge, ergab sich doch nie ein anderes Resultat.

Diese Ergebnisse berechtigen mich, eine Chlorophyllbildung im Finstern durch Einfluss von Methylalkohol gleichfalls in Abrede zu stellen. Hiedurch entfällt aber zugleich vorläufig die Möglichkeit, auf dem angedeuteten Wege die Clorophyllbildung in tafelförmigen Epidermiszellen, welche unter gewöhnlichen Vegetationsbedingungen des Chlorophylls und überhaupt körnigen Inhaltes entbehren, zu erklären.

V.

Zusammenfassung der Resultate.

Die Epidermis der submersen Phanerogamen gilt im Allgemeinen für chlorophyllhältig, hingegen wird die Epidermis der grünen Organe von Land-Phanerogamen nach der herrschenden Ansicht für chlorophyllfrei gehalten. Sowie sich ausnahmsweise submerse Phanerogamen mit chlorophyllfreier Epidermis finden, [1] so soll auch die Regel hinsichtlich der grünen Organe von Land-Phanerogamen einige Ausnahmen erleiden.

Diese gegenwärtig herrschende Anschauung ist jedoch nur einem Theile nach richtig, indem die bisher gemachten Beobachtungen das regelmässige Vorkommen von Chlorophyll in der Oberhaut von submersen Phanerogamen bestätigen. Würde aber der zweite Theil dieser Annahme geradezu in sein Gegentheil verkehrt, das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis grüner Organe von Land-Phanerogamen als Regel aufgestellt werden, so läge diese Behauptung der Wahrheit viel näher. Die Resultate, zu denen die vorliegende Untersuchung geführt hat, sind folgende:

1. Die Epidermis grüner Organe der breitblättrigen Gymnospermen und weitaus der meisten Land-Dicotyledonen führt Chlorophyll.

---

[1] Nach Hegelmaier, Monographie der Gattung *Callitriche*, pag. 9, ist die Epidermis der Callitrichen, von *Callitriche autumnalis* nicht nur die submerse, sondern auch die amphibische Form frei von Chlorophyll.

2. Das Chlorophyll scheint regelmässig der Epidermis der grünen Organe der nadelblättrigen Gymnospermen und Land-Monocotyledonen zu fehlen.

3. Das Chlorophyll findet sich in den meisten Fällen nur an der Blattunterseite, sowie an dem Blattstiel und Stengel; an diesen Orten beharrt es während der ganzen Lebensdauer des Organes.

4. An der Oberseite und Unterseite der Blätter zugleich findet sich das Chlorophyll nur selten. Es lässt sich zeigen, dass das Chlorophyll an der Blattoberseite in den Epidermiszellen durch Einwirkung allzu intensiven Lichtes in den meisten Fällen sofort bei der Entstehung wieder zerstört wird.

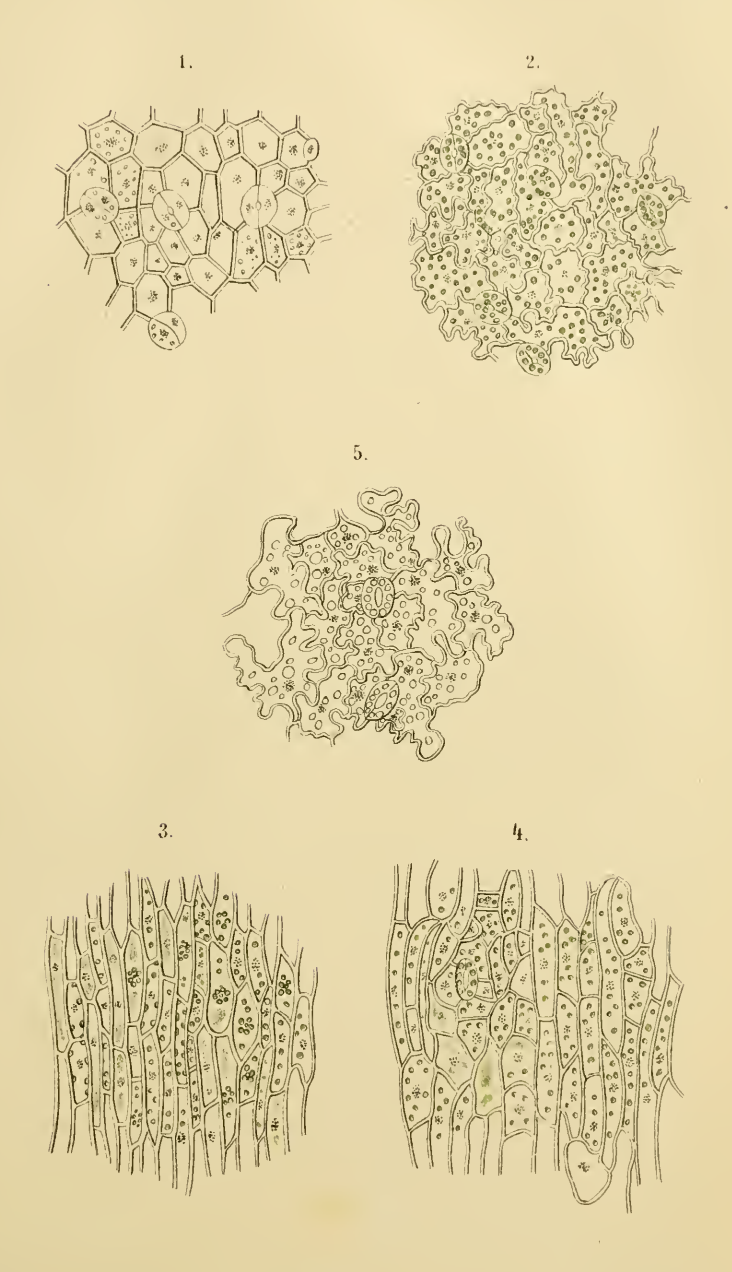
5. Soweit die Entwicklungsgeschichte der Chlorophyllkörner beobachtet wurde, erwiesen sich die letzteren als „Stärkechlorophyllkörner."

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Prof. Wiesner, der durch seine Abhandlung „Über die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze" die Anregung zu dieser Untersuchung gegeben und mir bei der Durchführung derselben hilfreich zur Seite gestanden, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Figuren-Erklärung.

1. Epidermis der Blattoberseite von *Bellis perennis;* in einigen Zellen kleine, farblose bis schwach grüne Körperchen, das erste Stadium der Chlorophyllkörner; der Zellinhalt färbt sich mit Chlorzinkjod blauviolett; die feinere Structur desselben wird durch Einwirkung des Reagens unkenntlich. (500.)
2. Epidermis der Blattunterseite mit ausgebildeten Chlorophyllkörnern, von *Bellis perennis* (320).
3. Epidermis der Blattunterseite über einem Blattnerven von *Solanum Pseudocapsicum* (320).
4. Epidermis des Stengels von *Solanum Pseudocapsicum* (320.)
5. Epidermis der Blattunterseite von *Viburnum Lantana* mit Degenerationsproducten von Chlorophyllkörnern; die Chlorophyllkörner der Spaltöffnungszellen sind gleichfalls entfärbt. (320.)

Stöhr: Über Vorkommen von Clorophyll in der Epidermis der Phanerogamen Laubblätter



lith. v. F. Schima

Druck v. J. Wagner in Wien